第40卷　第7期
2023年7月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 40 No. 7
Jul. 2023

异质生境下黑果枸杞异形果实的种子休眠及萌发特性

热依拉穆·麦麦提吐尔逊[1]，哈里布努尔[1]，艾沙江·阿不都沙拉木[1,2]

（1. 喀什大学生命与地理科学学院，新疆 喀什 844000；2. 新疆帕米尔高原生物资源与生态重点实验室，新疆 喀什 844000）

摘　要：黑果枸杞（*Lycium ruthenicum*）是我国西北干旱区药食同源的国家二级保护植物。在新疆南部自然居群中出现扁形和圆球形果实的两种个体，二者在不同海拔居群出现比例上存在差异。为了了解该物种异形果实的种子在不同海拔居群的萌发特性及其对不同气候类型荒漠环境的响应，对其在不同海拔居群的结籽率和种子质量、休眠、萌发特性及干旱胁迫的响应进行了室内控制性实验的比较研究，以期揭示该物种异形果实对新疆南部不同海拔荒漠环境的响应。结果表明：黑果枸杞扁形果实的结籽率高于圆球形果实；异形果实结籽率随着居群海拔的上升而逐渐降低，种子质量则随海拔的上升而逐渐升高。低海拔居群种子的吸水率比高海拔居群高，扁形果实种子的吸水率高于圆球形果实的种子。高温（20～30 ℃）、低浓度（0.1 $mmol \cdot L^{-1}$）的赤霉素及全黑暗条件是打破休眠的主要因素。圆球形果实的种子对高浓度30%PEG干旱胁迫的响应能力高于扁形果实的种子；低海拔居群果实的抗旱能力高于高海拔居群。

关键词：黑果枸杞；异形果实；种子休眠；两头下注；适应对策；海拔

被子植物在漫长的演化过程中，进化出了适应各种环境（荒漠、高山）的生存能力和适应机制。同一物种因自然环境中的资源或其他生物和非生物环境条件的异质性，在形态结构、生理功能及繁殖特性等生存能力上表现出不同的适应特征及繁殖对策[1-2]；尤其是果实/种子的形状、大小、质量休眠、萌发及幼苗生长等形态形状及生态行为上的多态性或异形性来保障繁殖及后代适合度[3-4]；相关研究认为果实或种子异形性是种子植物对异质环境生存的最佳适应方式。

果实异形性是因外部环境及植物本身遗传特征果实在形状、大小、颜色及外部结构上出现的异质性，并产生不同散布、休眠、萌发或幼苗生长的生态学行为[3,5]的现象。该现象在290余种被子植物中出现并作为一种混合的散布和萌发对策，是植物在时空异质环境长期进化的一种生存及适应[6]；因此，异形果实在形态和生态学上表现出的多态性减少了环境的时空变化对植物繁殖成功的影响，并促进植物在高度不可预测和时空异质的环境中的成功繁殖定居[3,7]。

黑果枸杞（*Lycium ruthenicum*）是分布于我国西北地区不同生态系统（荒漠、绿洲、草原及高山）的国家二级保护药食植物资源，是干旱区水土保持的先锋抗逆优良树种之一[8]。国内研究者均认为该物种产生同位花产生的扁形果实，并相关研究主要集中在同一居群内的生理生态[9]、生态抗旱[10]、种子萌发[11]、野生种源的驯化[8,12]等；但是在前期研究中发现，该物种在塔克拉玛干沙漠边缘的不同海拔居群中产生两种类型花及其异形果实；并且二者的生物量从低海拔居群到高海拔居群逐渐降低，且扁形果实重于圆球形果实（图1）。然而，关于黑果枸杞同一物种在不同海拔种群的繁殖模式是否随着海拔梯度的变化而发生变化，异形果实产生的种子对不同海拔梯度环境表现出何种生态适应机制等科学

收稿日期：2023-02-20；　**修订日期**：2023-04-26
基金项目：国家自然科学基金项目（31860121）；“天山雪松计划”青年拔尖人才后备人选项目
作者简介：热依拉穆·麦麦提吐尔逊（1995-），女，硕士研究生，主要从事植物繁殖生物学研究. E-mail: 1953025055@qq.com
通讯作者：艾沙江·阿不都沙拉木. E-mail: aysajanxj@sina.com

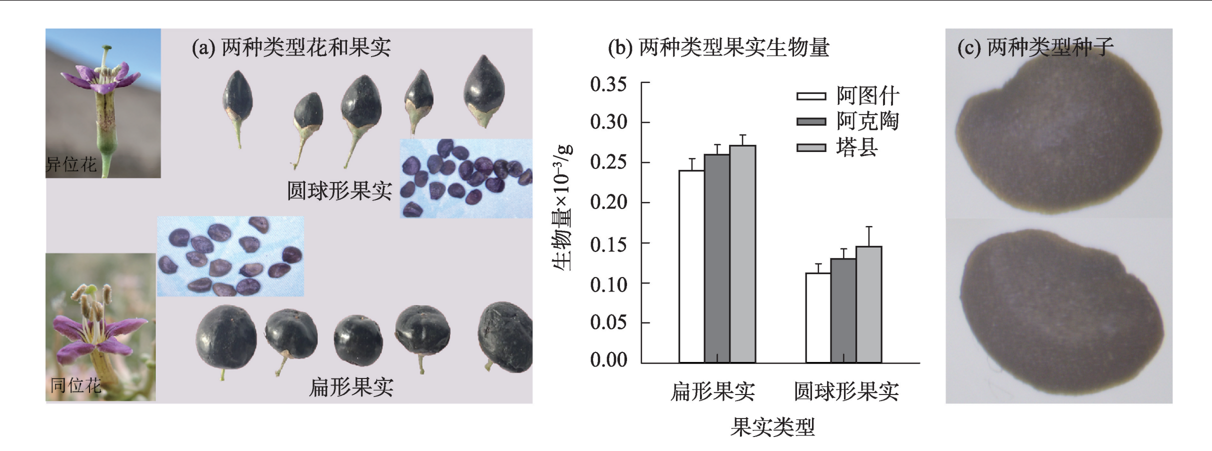


图1 黑果枸杞异型花及果实的形状、种子大小及两种果实在不同海拔居群的生物量差异

Fig. 1 Morphology of two morph flower and heteromorphic fruit (a) and their seed size (c), and heteromorphic fruit biomass (b) of *Lycium ruthenicum* at different elevational populations

问题尚不明确。因此,本文以分布于西北干旱区的黑果枸杞为研究材料,对其在不同海拔居群的异形果实的种子萌发特性、种子休眠及种子质量进行了研究,以期揭示该物种异形果实的种子在不同海拔居群的种子萌发特性及其对不同气候类型荒漠环境的响应。我们假设异形果实产生的种子在不同海拔梯度的种群中可能表现出一定的生态差异和不同的种子休眠特性。为了证实该假设,分别探讨了以下问题:(1) 不同种群异形果实产生的种子休眠类型间是否存在差异?(2) 两种果实产生的种子在不同环境(海拔梯度))中的休眠特征上是否存在差异?(3) 不同种群异形果实产生的种子对异质环境如何响应? 本研究为探讨异形果实和生境异质性对植物生长繁殖的影响,有利于揭示植物对海拔高度变化的环境适应性响应策略,为提高植物繁殖成功率、植物保护和恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料和研究地点

黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)隶属于茄科(Solanaceae)枸杞属(*Lycium*)的国家二级保护食药用植物资源,在我国生长于宁夏、青海、内蒙古、甘肃及新疆等西北地区,海拔在1100~3200 m的不同生态系统。新疆南部(塔克拉玛干沙漠西南部)的荒漠及高山环境中分布最广。该物种在南疆分布区域的自然居群中出现同位花和异位花植株[13],并且较高自交率的同位花产生扁平形浆果、而异交率较高的异位花产生圆球形浆果,果实均为黑紫色,种子肾形。本研究均以3个不同海拔居群的两种类型果实为研究材料(图1,表1),在2019—2020年开展了室内的控制性试验。

研究地点为我国塔克拉玛干沙漠西南部不同海拔的平原及高山荒漠环境(表1);低海拔阿图什荒漠环境属于暖温带荒漠气候类型,而阿克陶及塔什库尔干高山荒漠环境属于冷温带气候类型。3个自然居群的海拔、降雨量、年均温度、日照长度以及该物种的开花时间上存在显著差异(表1);其中年平均温度从低海拔向高海拔逐步降低,反而降雨量低海拔平原荒漠至高原荒漠逐渐增多。

1.2 研究方法

1.2.1 异形果实的自然结籽率及种子吸水特性的测定

(1) 自然结籽率,为了判断该物种不同自然居

表1 研究居群地理位置、海拔、年降雨量、年均温度、年日照时数、开花时间及生境类型

Tab. 1 Geographic location, elevation, annual rainfall, average annual temperature, annual sunshine hours, flowering time and habitat type of the study population

研究地点	地理位置	海拔/m	年总降雨量/mm	年均温度/℃	年日照时数/h	开花时间	生境类型
阿图什	76°24′19″E,39°47′52.5″N	1219	41.6	14	3000	4月中旬	平原荒漠
阿克陶	75°34′16.1″E,39°2′25.7″N	1607.8	81.8	11.7	2800	5月中旬	山下荒漠
塔县	75°12′10.2″E,37°54′43.1″N	2932	68	4.01	4434.7	6月下旬	高山荒漠

注:数据来源于研究地点当地气象站(2015—2019年)。

群异形果实的自然结籽率,在不同自然居群果实刚成熟时,随机选取两种果实各200个,统计每个果实内完整的种子数。自然结籽率=果实内完整的种子数/胚珠数×100%。随机选取两种类型果实各100粒种子使用便携式SE 2000型电子游标卡尺(桂林迪吉特电子有限公司,桂林,中国;精度为0.02 mm)测量种子长宽度,同时使用FA1004型电子天平(华丰电子仪器厂,宁波,中国;精度为0.0001 g),测量十粒种子的重量,各重复10次。

(2)种子吸水特性,为了判断不同自然居群两种异形果实的种子在吸水特点上的差异,选取两种类型果实整且饱满的种子各50粒,平均分成5组,使用电子天平测量每组种子质量;将每组种子置于有两层滤纸的培养皿(直径为9 cm)中,加适量蒸馏水,每隔1 h称一次每组种子质量,直到种子质量不再增加为止;最后参照Baskin等[14]的方法计算种子吸水率(W_r),W_r=[(W_f−W_i)/W_i]×100,其中,W_i及W_f是种子吸水前和吸水1 h后的质量,比较不同自然居群两种类型果实种子的吸水率的差异。

1.2.2 光照、温度对异形果实种子萌发的影响 为了判断光照和温度对两种异形果实种子萌发的影响,分别从黑果枸杞不同自然居群中将刚成熟的果实带回实验室,将果实和种子分离,然后选取完整且饱满的种子置于放有两层滤纸的培养皿里(每个培养皿内25粒种子,重复4次),然后置于2~5 ℃、10~20 ℃及20~30 ℃ 3个不同温度梯度、光照/黑暗(培养皿用不透光的黑色袋子包裹)各12 h条件下的变温光照培养箱中培养28 d。为了确保不同温度梯度和不同光照处理的培养皿中的水分保持一致,每天对每个培养皿加入2 mL蒸馏水,每天统计一次每个培养皿中种子的萌发情况。实验结束用TTC(0.1%的氯化三苯四氮唑溶液)处理方法,对每组未萌发的种子活力进行检测。TTC处理后的种胚在20 ℃全黑暗条件下放置24 h,有活力的种子将被染成红或粉红色。

1.2.3 赤霉素处理对异形果实种子萌发的影响 为了判断赤霉素(GA_3)浓度对该物种不同自然居群两种异形果实种子萌发的影响,将刚成熟完整且饱满的种子置于放有两层滤纸的培养皿中(每个培养皿内25粒种子,重复4次),分别加入5 mL的0.1 mmol·L^{-1}、1 mmol·L^{-1}和10 mmol·L^{-1}浓度的GA_3溶液,用封口膜密封培养皿并且用不透光的黑色布袋包裹(重复4次),在2~5 ℃、10~20 ℃及20~30 ℃温度梯度的变温培养箱里全黑暗条件下培养28 d,为了确保不同温度梯度处理的培养皿中的GA_3溶液浓度及水分保持一致,培养皿里加5 mL的不同浓度GA_3溶液后用封口膜密封培养皿并用不透光的黑色袋子包裹,以防止水分蒸发引起水势变动影响处理;每5 d全黑暗条件下对每个培养皿加入0.5 mL对应浓度的GA_3溶液,并统计一次萌发率。

1.2.4 室内干旱胁迫(PEG)对异形果实种子萌发的影响 为了判断干旱胁迫对该物种不同自然居群两种异形果实种子萌发的影响,将种子置于放有两层滤纸的培养皿中,每个培养皿25粒种子(重复4次),分别加入5 mL的10%、20%、30%的聚乙二醇(PEG 6000)溶液在培养皿中,在2~5 ℃、10~20 ℃及20~30 ℃ 3个温度梯度的全黑暗条件下培养28 d。为了维持培养皿小环境溶液的浓度用封口膜密封培养皿并且用不透光的黑色布袋包裹,以防止水分蒸发引起水势变动;用封口膜密封培养皿并且用不透光的黑色布袋包裹,为了维持培养皿内PEG浓度及水分保持稳定,每五天全黑暗条件下对每个培养皿加入0.5 mL对应浓度的PEG溶液,并统计一次萌发率。

1.3 数据处理

本文的所有数据在SPSS 22.0统计软件中进行分析。首先对所有数据在分析前均进行正态分布和方差齐性检验。对服从正态分布的数据,利用广义线性模型(Generalized Linear Model,GLM)中的正态分布模型-恒定函数对异形果实的结籽率、吸水特性、种子大小及种子十粒重进行比较分析;采用二项式分布-Logistic关联函数分析比较分析种子萌发率,单因素方差分析的Tukey's HSD用于检验处理间多重比较的差异显著性(α=0.05)。统计数据以平均值±标准误(mean±SE)表示,作图使用Sigma Plot 14.0软件。

2 结果与分析

2.1 异形果实的自然结籽率及种子吸水特性

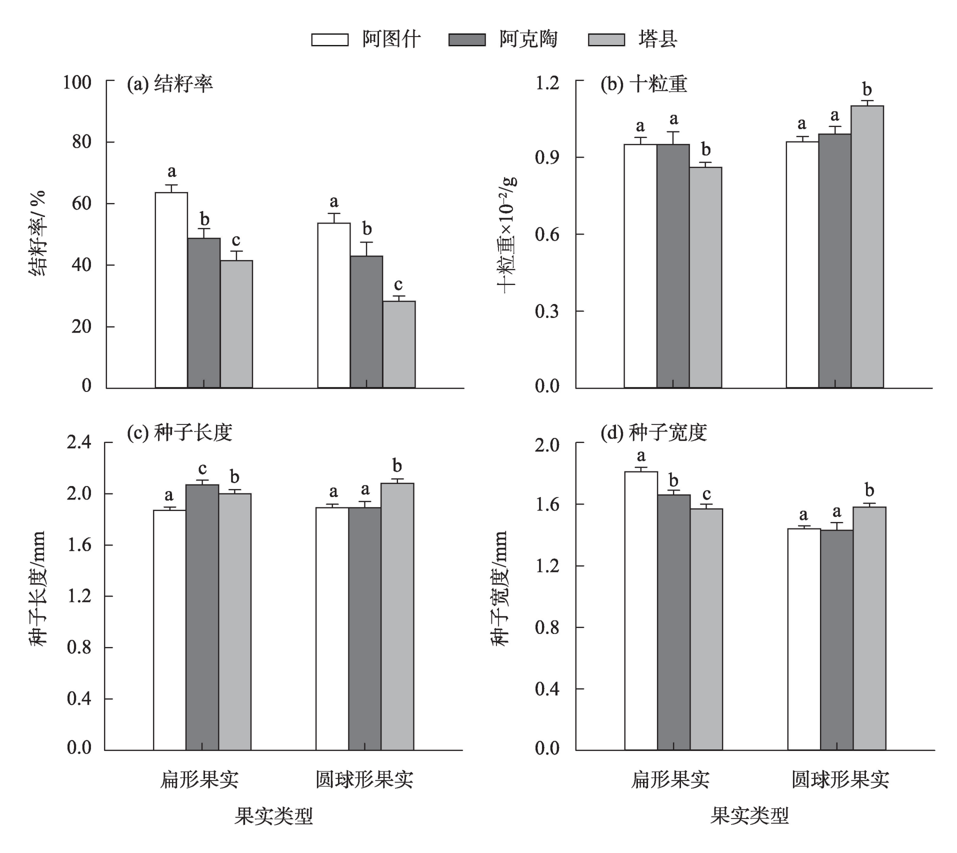
黑果枸杞两种异形果实的自然结籽率受到果实类型(Waldχ^2=57.40,P<0.001)及种群(Waldχ^2=12.32,P<0.001)的影响,但未受二者交互作用的影响(Waldχ^2=0.95,P=0.62)。扁形果实的结籽率高于圆球形果实,两种果实的自然结籽率均从低海拔的平原荒漠(阿图什)居群到高山荒漠(塔县)居群逐

渐降低(图2a)。两种果实产生的种子大小及重量存在一定的差异；异形果实产生的种子十粒重受到种群、果实类型及二者相互作用的影响，其中圆球形果实产生的种子十粒重从低海拔居群到高海拔居群逐渐增重，反而扁形果实的种子十粒重从低海拔居群到高海拔居群逐渐减重(图2b)。两种异形果实产生种子的长度受到种群(Waldχ^2=23.21，P<0.001)及种群-果实相互作用(Waldχ^2=15.27，P<0.001)的影响，未受果实类型(Waldχ^2=109.37，P<0.001)的影响；两种果实的长度均从低海拔到高海拔逐渐增长(图2c)，但种子宽度未受到种群(Waldχ^2=1.77，P=0.41)、果实类型(Waldχ^2=1.17，P=0.28)及二者相互作用(Waldχ^2=1.94，P=0.38)的影响(图2d)。说明异形果实海拔依赖的结籽率对种子质量有一定的影响。

两种类型果实产生的种子吸水率受到种群(Waldχ^2=97.17，P<0.001)、果实类型(Waldχ^2=12.27，P<0.001)及时间(Waldχ^2=10.09，P<0.01)的影响，但未受到种群与果实类型(Waldχ^2=4.62，P=0.10)、种群与时间(Waldχ^2=2.28，P=0.69)、果实类型与时间(Waldχ^2=1.01，P=0.06)及果实类型与时间以及种群(Waldχ^2=1.51，P=0.82)交互作用的影响；3个种群两种类型果实产生的种子在1 h内迅速吸水，后面的2 h内缓慢吸水(图3)。3个种群内两种异形果实种子的吸水率从高海拔种群到比低海拔种群逐渐减少；扁形果实种子的吸水增长率比圆球形果实种子多，并且二者的吸水率与居群降雨量间存在不同程度的正相关关系。说明，居群年均降雨量是影响种子吸水特性的主要因素。

2.2 光照及温度对种子萌发的影响

扁形及圆球形果实产生的种子萌发率受种群、温度、果实类型、种群与温度、种群与果实类型、种群与光照、温度与果实类型、温度与光照、果实类型与光照、温度-果实类型及种群、温度-种群及光照、种群-果实类型及光照以及之间的交互作用的影响，但光照、果实类型与光照、温度-果实类型及光照、温度-果实类型-种群及光照之间的交互作用对种子萌发没有显著影响(图4，表2)。



注：不同小写字母表示同一类型果实在不同海拔居群间的差异显著(P<0.05)。

图2 不同海拔自然居群黑果枸杞两种类型果实的结籽率(a)、种子十粒重(b)、种子长(c)及宽度(d)

Fig. 2 The seed set (a), 10-seed weight (b), seed length (c) and width (d) of *Lycium ruthenicum* heteromorphic fruits at different elavional population

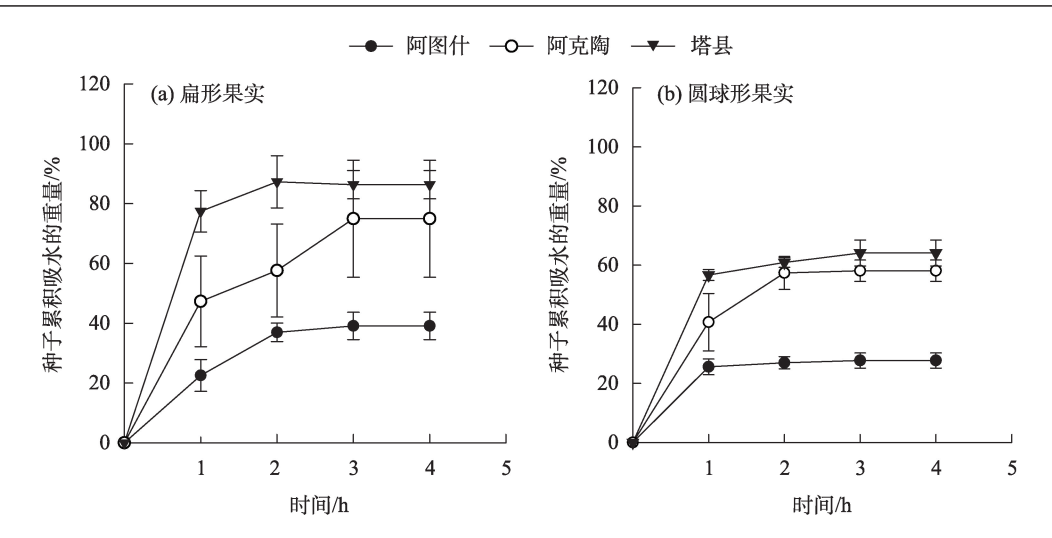
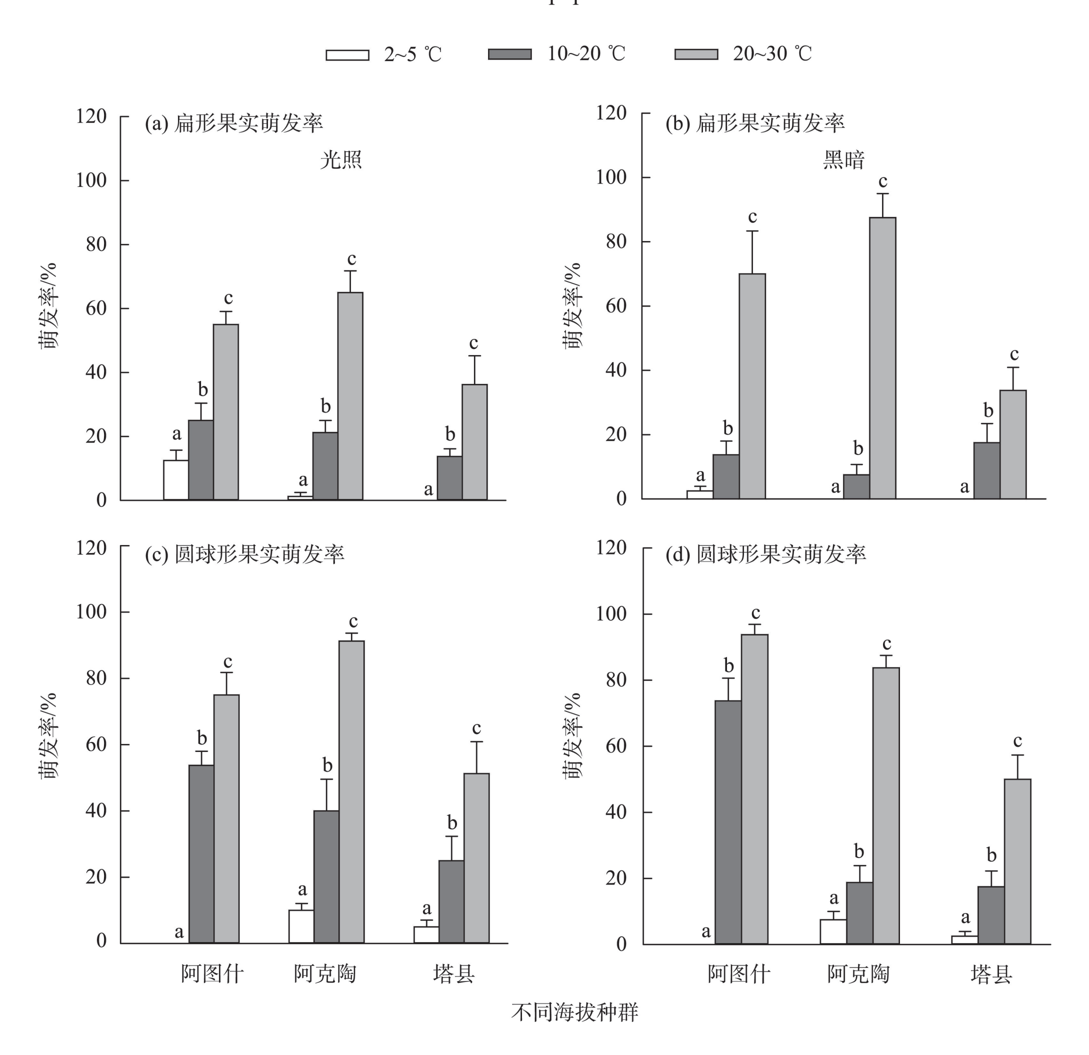


图3 不同居群黑果枸杞扁形果实(a)和圆球形果实(b)产生种子的吸水曲线

Fig. 3 Water absorption curves (mean±1 s. e.) of flat fruit seed (a) and globular fruit seeds (b) of *Lycium ruthenicum* at different elevational population



注:不同小写字母表示同一居群果实的种子在不同温度间的差异显著(P<0.05)。

图4 黑果枸杞不同海拔自然居群扁形(a,b)和圆球形(c,d)果实的种子在不同温度光照(a,c)和全黑暗(b,d)条件下的最终萌发率

Fig. 4 Final germination percentages (mean ± 1 s. e.) of flat (a, b) and globular (c, d) fruit seeds of *Lycium ruthenicum* at different elevational population in three temperature regimes of light (a, c) and constant darkness (b, d) at laboratory conditions

表2　三种处理条件下,种群、温度、光照及果实类型及其交互作用对黑果枸杞异形果实种子萌发影响的广义线性模型分析

Tab. 2　Effects of population, temperature, light condition, fruit type and their interaction on seed germination of *Lycium ruthenicum* heteromorphic fruit in three treatments were generalized linear model (GLM)

光照处理	Waldχ_1^2	P_1	赤霉素处理	Waldχ_2^2	P_2	聚乙二醇处理	Waldχ_3^2	P_3
种群(A)	105.95	<0.001	种群(A)	49.22	<0.001	种群(A)	167.91	<0.001
温度(B)	1087.20	<0.001	温度(B)	2132.17	<0.001	温度(B)	2853.13	<0.001
光照(C)	0	0.97	赤霉素(C)	34.31	<0.001	聚乙二醇(C)	409.68	<0.001
果实类型(D)	70.35	<0.001	果实类型(D)	45	<0.001	果实类型(D)	145.90	<0.001
A×B	104.68	<0.001	A×B	47.04	<0.001	A×B	284.18	<0.001
A×C	6.50	0.039	A×C	50.06	<0.001	A×C	16.56	0.002
A×D	9.18	0.01	A×D	16.52	<0.001	A×D	149.17	<0.001
B×C	12.06	0.002	B×C	92.66	<0.001	B×C	394.05	<0.001
B×D	29.79	<0.001	B×D	47.54	<0.001	B×D	125.60	<0.001
C×D	0.05	0.824	C×D	12.56	0.002	C×D	5.38	0.068
A×B×C	13.36	0.01	A×B×C	65.69	<0.001	A×B×C	59.27	<0.001
A×B×D	36.40	<0.001	A×B×D	20.25	<0.001	A×B×D	102.93	<0.001
A×C×D	13.88	0.001	A×C×D	39.3	<0.001	A×C×D	8.04	0.09
B×C×D	3.05	0.217	B×C×D	29.43	<0.001	B×C×D	68.98	<0.001
A×B×C×D	7.78	0.1	A×B×C×D	36.94	<0.001	A×B×C×D	149.32	<0.001

两种类型果实产生的种子在不同温度黑暗条件下的萌发率均高于光照条件下的萌发率(图4);扁形果实产生的种子在不同温度及光条件(光照/黑暗)的萌发率比圆球形果实产生的种子的萌发率低(图4)。两种类型果实产生的种子在低温2~5 ℃条件下的萌发率均低于10%,种子萌发率从不同光条件低温2~5 ℃到高温20~30 ℃逐渐提高(图4);塔县种群两种类型果实的种子在不同温度及光强度下的萌发率比其他种群低,明显存在中度生理休眠;反而在阿克陶及阿图什种群中存在非深度生理休眠,在低海拔种群中20~30 ℃的黑暗条件促进两种果实产生种子萌发率(图4)。以上结果说明高温与黑暗条件是打破该物种两种果实种子休眠的主要因素。

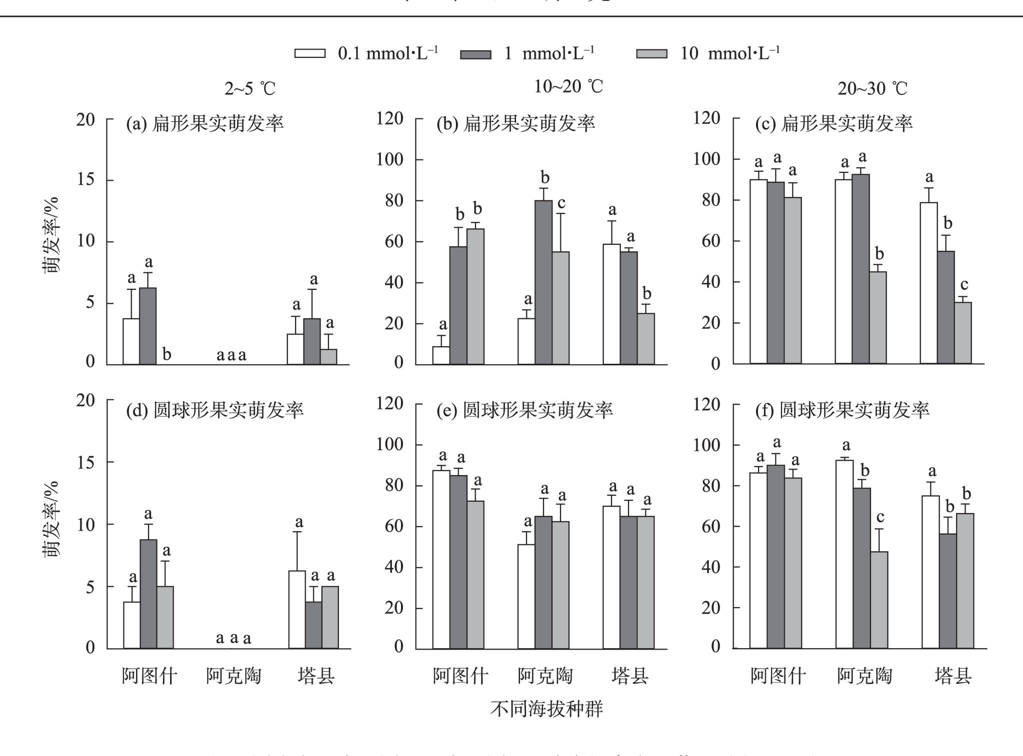
2.3　赤霉素处理对种子萌发的影响

黑暗条件下温度、果实类型、种群、及赤霉素浓度对种子萌发有显著影响(表2);同时,温度与果实类型、温度与种群、温度与赤霉素、果实类型与种群、果实类型与赤霉素、果实类型与种群、温度-果实类型及种群、温度-果实类型及赤霉素、温度-种群及赤霉素、种群-果实类型及赤霉素以及温度-果实类型-种群及赤霉素之间的交互作用对种子萌发有显著影响(表2)。

0.1 mmol·L^{-1}的GA_3浓度下塔县居群两种类型果实高温处理种子的(20~30 ℃)萌发率提高到80%,其他种群的两种果实产生的种子萌发率均提高到90%以上。1 mmol·L^{-1}浓度的赤霉素对阿图什和阿克陶种群种子的萌发率有促进作用,但高浓度的赤霉素(10 mmol·L^{-1})对种子萌发没有促进作用。说明GA_3浓度能打破黑果枸杞异形果实种子的休眠;其中0.1 mmol·L^{-1}的GA_3浓度是打破种子休眠的最合适浓度(图5)。

2.4　室内干旱胁迫(PEG)对种子萌发的影响

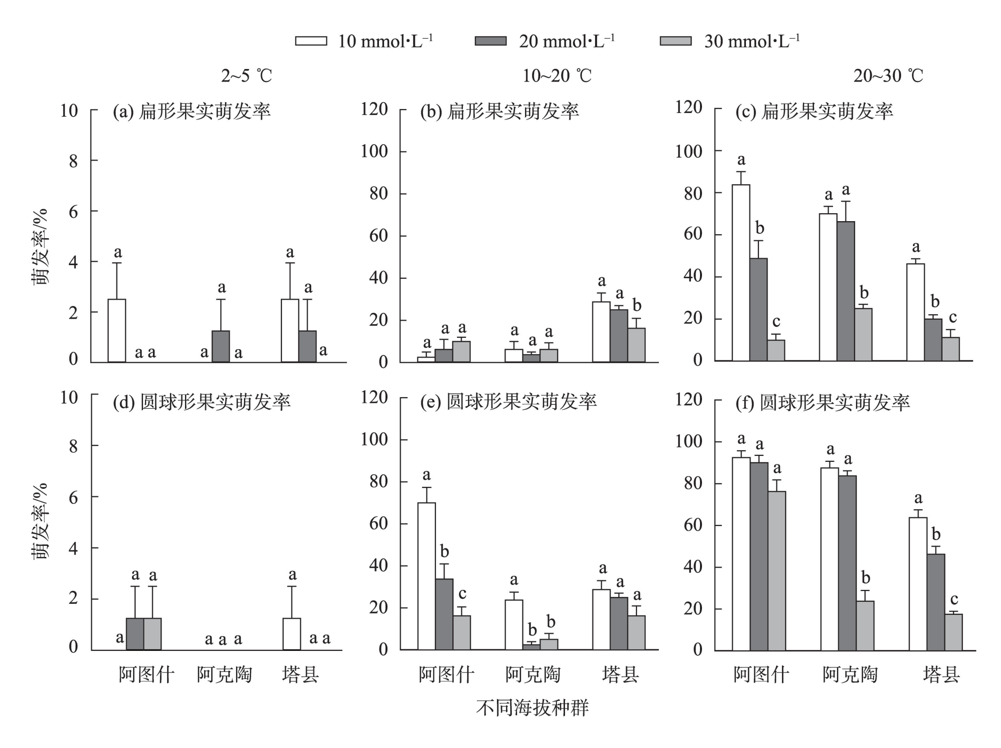
黑暗条件下PEG浓度、果实类型、种群、及温度对种子萌发有显著影响(表2);同时,PEG浓度与种群、PEG浓度与温度、果实类型与种群、果实类型与温度、PEG浓度-果实类型及种群、PEG浓度-果实类型及温度、PEG浓度-种群及温度、种群-果实类型及温度以及PEG浓度-果实类型-种群及温度之间的交互作用对种子萌发有显著影响(表2);但PEG浓度与果实类型之间的交互作用对种子萌发的影响不显著。不同温度条件下PEG浓度对种子萌发均有负面影响,其中高温条件下PEG浓度对扁形果实产生的种子萌发率的影响比圆球形果实产生的种子萌发率高(图6c,图6f);阿图什种群两种类型果实产生的种子萌发率比阿克陶和塔县种群低。以上结果说明,PEG对高海拔塔县种群两种果实产生种子的影响最明显,对扁形果实产生的种子



注:不同小字母表示同一温度不同 GA_3 浓度间存在显著差异(P<0.05)。

图5 黑果枸杞不同海拔自然居群扁形(a,b,c)和圆球形(d,e,f)果实的种子在不同 GA_3 浓度及不同温度全黑暗条件下的最终萌发率

Fig. 5 Final germination percentages (mean±1 s. e.) of (a, b, c) and globular (d, e, f) fruit seeds of *Lycium ruthenicum* at different elevational population in different concentration of GA_3 density and different temperature constant darknesss at laboratory conditions



注:不同小字母表示同一温度不同PEG浓度间存在差异显著(P<0.05)。

图6 黑果枸杞不同海拔自然居群扁形(a,b,c)和圆球形(d,e,f)果实的种子在不同浓度PEG溶液和不同温度全黑暗条件下的最终萌发率

Fig. 6 Final germination percentages (mean±1 s. e.) of flat (a, b, c) and globular (d, e, f) fruit seeds of *Lycium ruthenicum* at different elevational population in different concentration of PEG solution and different temperature constant darknesss at laboratory conditions

萌发的影响比圆球形果实强。

3 讨 论

3.1 异形果实在异形环境中的种子质量的差异

异形果实(种子)间的差异主要表现在果实/种子的形状结构、大小等形态结构上[5,7],其中果实(种子)大小及数量的变异是研究植物适合度的核心问题,也是影响种群动态、种间相互作用和群落演替的关键因素[1,15],在菊科狮牙苣属(*Leontodon saxatilis*)产生两种黑棕色和浅棕色的果实[15];而不同海拔居群的异型花柱植物雪地报春(*Primula nivalis*)中,短花柱花产生的种子重于长花柱花产生的种子[1]。本研究中黑果枸杞异位花和同位花产生形状、大小及重量间存在显著差异的圆球形果实和扁形果实;不同海拔种群果实质量、形状及大小间存在显著差异;这可能与影响果实发育的温度、植物分配的资源及授粉方式有关。果实和种子质量的差异通过"忍耐胁迫"和"能量限制"假说来解释,前者认为种子重量与居群海拔间存在正相关性,并且大的种子在高海拔地区幼苗和成活率方面具有很大的优势[16-17];后者认为种子重量与居群海拔间存在负相关性,因为高海拔居群的低温和短的生长期能影响光合速率及种子发育需要的能量[18-19],如在马先蒿属(*Pedicularis*)果实中的种子数与海拔间存在正相关性[19],而二型花柱植物白心球花报春(*Primula atrodentata*)随着海拔的升高,短花柱型自交的结籽率、百粒重、萌发率呈下降后升高趋势[20]。本研究中,黑果枸杞两种类型果实的结籽率从低海拔到高海拔逐渐降低,而扁形果实的重量和大小从低海拔到高海拔降低,反而圆球形果实产生种子质量及大小从低海拔居群到高海拔居群逐渐增重(图2);扁形果实产生的种子质量的结果支持能量限制假说,而圆球形果实支持忍耐胁迫假说,并且种子大小和质量上表现出了"两头下注"的适应对策;种子大小在不同居群间的差异可能是生活史性状和资源调控策略的综合体现[17];这方面需要进一步控制性试验和验证。

3.2 异形果实种子的萌发及休眠

种子萌发是植物生长发育的关键时期[21],分布在干旱地区的早春短命植物为了在缺水、高温的干热季节来临之前迅速完成生活史,充分利用早春雨水或冰雪融化的雪水提供的土壤湿度和温度生长发育[22]。为了适应不同的生存环境,植物种子表现出灵活的适应性和生存繁殖策略,如,柠条种子在早春较低温度和土壤含水量条件下萌发可能是对夏秋季较高的温度和土壤含水量对种子萌发抑制作用的一种补偿[23];而尖喙牻牛儿苗秋萌株为了使后代具有更多的遗传多样性和对环境的适应能力产生多而小的种子,春萌株则产生少而质量大且稳定的种子,提高幼苗在盐胁迫下的生存能力[24]。异形果实种子的形态(大小、颜色、形状及质量)结构和生理(散布、休眠、萌发及幼苗生长)行为特征差异被认为是了解物种季节性变化和空间分布模式的重要特征[3,25]。为了适应温度、光照、水分和养分等环境条件异质的环境,异形果实表现出一种"两头下注"的混合生殖对策[25-26]。

研究者认为,种子萌发和休眠会受到温度及气候梯度变化的影响[27-28],本研究中黑果枸杞刚采收的两种果实的种子在不同温度及光照条件下的萌发率上表现出异质生境适应的萌发和休眠特性;两种果实在高温(10~20 ℃及20~30 ℃)黑暗条件下才萌发,但低温条件下不萌发(图4),高温和黑暗是影响两种类型果实产生种子萌发率差异的主要因素;在黑暗条件下两种异形果实的种子萌发率比光照条件下的萌发率高,在夏天高温条件下的高萌发率是黑果枸杞在高海拔草原居群中的一种环境胁迫导致的适应性。另外,不同浓度GA_3处理的种子萌发率存在显著差异($P<0.05$);其中0.1 $mmol \cdot L^{-1}$浓度的高温条件下塔县居群两种果实产生的种子萌发率提高(图5c)。该物种在高温黑暗条件下阿图什和阿克陶居群两种果实均有较高的萌发率,属于浅性生理休眠类型,反而塔县居群的两种类型果实在高温条件下的萌发率很低,属于中性生理休眠类型;高山塔县居群中扁形果实产生种子在不同光照及温度下的萌发率低于圆球形果实产生的种子(图4)。

黑果枸杞不同形状果实产生的种子萌发率受到居群温度、降雨量及光照的影响,以上3种因素是打破黑果枸杞种子生理休眠的主要因素。不同海拔高度影响同一物种种子萌发,例如药用大黄(*Rheum officinale*)在中海拔(1650 m)处的种子有较高的萌发率,而海拔1650 m和1300 m处的种子则对干旱和盐胁迫的耐受力更强[29]。两种果实的种子在不同海拔居群为了保证后代适合度,通过不同程度的休眠及延期萌发来"逃避"多变的极端环境,

因此，在不同种群的部分种子不萌发的“风险分摊”策略来提高种子适合度[3]，并在种子萌发最合适的高温及降雨量集中的7—9月爆发式萌发，黑果枸杞异形果实在不同海拔居群种子萌发及休眠上表现出的生活史特征及对异质环境适应是一种“两头下注”策略。

种子重量是影响种子库和幼苗生长速度的主要因素[1]，由于居群海拔差异使成熟种子的萌发行为具有可变性[30]。比如，高寒草甸植物种子萌发率随着居群海拔的上高而降低[31]，露蕊乌头种子反而在低海拔地区有较高的萌发率[32]。高海拔（塔县）居群中两种果实产生的种子较低的萌发率能够提高种子库和种子休眠程度。此外，居群随着海拔梯度变化而变化的资源限制和交配方式可能是影响不同海拔居群种子萌发率的因素之一；在不同海拔居群中二者种子休眠及萌发率的权衡关系可能是影响居群结构稳定性的因素。

3.3 异形果实对异质生境干旱胁迫的响应

温度、光照及水分是影响种子萌发的因素之一，其中，水分在种子打破休眠及萌发中起到重要作用[33-34]。在干旱荒漠环境的植物长期适应干旱环境中演化出了避免种群灭绝的、抗旱的萌发对策[35-36]，适量PEG或NaCl对种子萌发起到一定的引发作用[37-38]。黑果枸杞作为荒漠植物，已有荒漠干旱胁迫适应的能力，在本研究，室内PEG处理不同海拔居群两种果实的种子在高温黑暗条件下萌发率比低温高，随着PEG浓度的升高，萌发抑制作用增强（图6）；来源低海拔平原荒漠果实的种子在高浓度PEG下的萌发率高于来源高海拔高山荒漠果实的种子；圆球形果实产生种子对PEG的抗旱能力比扁形果实强。该物种在3个降雨量差异明显的自然居群长期生存过程中形成了不同的抗旱对策，种子萌发率随着水势的下降而降低；较高的干旱胁迫对不同居群不同类型果实种子的萌发有一定的抑制作用，因此，在3个荒漠环境中降水量及时间分布不均匀（表1，图3），该物种异形果实的种子对水分需求上进化出了不同的响应对策[4]；在低海拔居群中6月下旬果实成熟时，两种果实的种子在高温条件下通过快速的萌发来尝试幼苗形成，此时的干旱环境对圆球形果实影响不明显，而在此种环境条件下扁形果实种子萌发率则受到干旱胁迫的抑制；8—9月雨季来临时大量的萌发形成更多的幼苗。高山荒漠环境中两种果实成熟的7—8月出现高温及较高的降雨量，这种有利的环境促进两种果实种子的萌发率；不同海拔居群两种果实产生种子的水合作用对休眠的打破和诱导起着一定作用。圆球形果实种子表现出的旱性植物特征比扁形果实的种子更明显；二者的种子在低海拔降雨量极少的荒漠环境中表现出旱性植物的特征，而在降雨量充足的高山荒漠环境中表现出了中性植物的特征；黑果枸杞两种果实的种子在南疆不同海拔居群中对水分的不同需求是该物种长期适应不同降雨量环境过程中逐渐演化成的特性。

4 结 论

本文研究了不同海拔梯度对黑果枸杞异形果实种子休眠和萌发特性的影响，得出以下结论：

（1）异形果实结籽率从低海拔平原荒漠（阿图什）居群到高山荒漠（塔县）居群逐渐降低，扁形果实的结籽率比圆球形果实的高；圆球形果实种子十粒重从低海拔居群到高海拔居群逐渐增重，扁形果实则与之相反。

（2）不同温度黑暗条件下的种子萌发率比光照条件下的高，圆球形果实产生的种子萌发率比扁形果实种子萌发率高，并且两种类型果实种子萌发率不同光条件下从低温到高温逐渐提高。

（3）赤霉素（GA_3）对种子萌发有一定的促进作用，其中，0.1 mmol·L^{-1}的GA_3浓度下高海拔塔县居群两种类型果实20~30 ℃高温条件下的种子萌发率提高至80%，其他种群则提高到90%；但是高浓度的GA_3对种子萌发有抑制作用。

（4）不同浓度条件下的聚乙二醇（PEG）对不同海拔种群种子萌发有负面影响，尤其是对高海拔（塔县）种群最明显；同时对圆球形果实的影响比扁形果实的低。

参考文献（References）：

[1] Abdusalam A, Qing J L. Elevation-related variation in the population characteristics of distylous *Primula nivalis* affects female fitness and inbreeding depression[J]. Plant Diversity, 2019, 41: 250–257.

[2] 刘文亭, 董全民. 种子生态学[M]. 北京: 科学技术文献出版社, 2021. [Liu Wenting, Dong Quanmin. Seed Ecology[M]. Beijing: Science Technological Literature Press, 2021.]

[3] Lu J J, Zhou Y M, Tan D Y, et al. Seed dormancy in six cold desert Brassicaceae species with indehiscent fruits[J]. Seed Science Research, 2015, 25: 276–285.

[4] 韩大勇, 张维, 努尔买买提·依力亚斯, 等. 植物种群更新的补充限制[J]. 植物生态学报, 2021, 45(1): 1–12. [Han Dayong, Zhang Wei, Nuermaimaiti Yiliyasi, et al. Recruitment limitation of plant population regeneration[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(1): 1–12.]

[5] 王雷, 董鸣, 黄振英. 种子异型性及其生态意义的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(5): 578–590. [Wang Lei, Dong Ming, Huang Zhenying. Review of research on seed heteromorphism and its ecological significance[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(5): 578–590.]

[6] Lu J J, Tan D Y, Baskin J M. Germination season and watering regime, but not seed morph, affect life history traits in a cold desert diaspore-heteromorphic annual[J]. PloS One, 2014, 9: e102018.

[7] 吉乃提汗·马木提, 成小军, 谭敦炎. 荒漠短命植物异喙菊的小花异形性及繁殖特性[J]. 生物多样性, 2018, 26(5): 498–509. [Jinaitihan Mamut, Cheng Xiaojun, Tan Dunyan. Heteromorphism of florets and reproductive characteristics in *Heteracia szovitsii* (Asteraceae), a desert ephemeral annual herb[J]. Biodiversity Science, 2018, 26(5): 498–509.]

[8] 韩丽娟, 叶英, 索有瑞. 黑果枸杞资源分布及其经济价值[J]. 中国野生植物资源, 2014, 33(6): 55–57, 63. [Han Lijuan, Ye Ying, Suo Yourui. The resource and economic value of *Lycium ruthenicum* Murray[J]. Chinese Wild Plant Resources, 2014, 33(6): 55–57, 63.]

[9] 李永洁, 李进, 徐萍, 等. 黑果枸杞幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 干旱区研究, 2014, 31(4): 756–762. [Li Yongjie, Li Jin, Xu Ping, et al. Physiological responses of *Lycium ruthenicum* Murr. seedlings to drought stress[J]. Arid Zone Research, 2014, 31(4): 756–762.]

[10] 彭飞, 黄翠华, 尤全刚, 等. 种植黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)对盐渍土盐分分布的影响[J]. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1406–1412. [Peng Fei, Huang Cuihua, Long Quangang, et al. Effects of plantation of *Lycium ruthenicum* on the soil salt distribution in the Minqin Basin[J]. Journal Of Desert Research, 2013, 33(5): 1406–1412.]

[11] 王桔红, 陈文. 黑果枸杞种子萌发及幼苗生长对盐胁迫的响应[J]. 生态学杂志, 2012, 31(4): 804–810. [Wang Jihong, Chen Wen. Responses of seed germination and seedling growth of *Lycium ruthenicum* to salt stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(4): 804–810.]

[12] 崔德宝, 刘彬. 新疆盐生药用植物资源及开发利用建议[J]. 干旱区资源与环境, 2010, 24(7): 171–175. [Cui Debao, Liu Bin. The halophytes resource of Xinjiang and the suggestion about its exploitation and utilization[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2010, 24(7): 171–175.]

[13] 哈里布努尔, 古丽扎尔·阿不都克力木, 热依拉穆·麦麦提吐尔逊, 等. 黑果枸杞两种花型的花部综合征与传粉特性[J]. 植物生态学报, 2022, 46(9): 1050–1063. [Halibunuer, Gulzar Abdukirim, Reyilamu Maimaitituerxun, et al. Floral syndrome and pollination characteristics of two floral morphs in *Lycium ruthenicum* (Solanaceae)[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(9): 1050–1063.]

[14] Baskin J M, Baskin C C. A classification system for seed dormancy [J]. Seed Science Research, 2004, 14: 1–16.

[15] Brandel M. Ecology of achene dimorphism in *Leontodon saxatilis* [J]. Annals of Botany, 2007, 100: 1189–1197.

[16] Qi W, Bu H Y, Cornelissen J H C, et al. Untangling interacting mechanisms of seed mass variation with elevation: Insights from the comparison of inter-specific and intra-specific studies on eastern Tibetan angiosperm species[J]. Plant Ecology, 2015, 216: 283–292.

[17] 董全民, 赵新全, 刘玉祯, 等. 放牧方式对高寒草地矮生嵩草种子大小与数量关系的影响[J]. 植物生态学报, 2022, 46(9): 1018–1026. [Dong Quanmin, Zhao Xinquan, Liu Yuzhen. Effects of different herbivore assemblage on relationship between *Kobresia humilis* seed size and seed number in an alpine grassland[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(9): 1018–1026.]

[18] 包国章, 唐春丽, 李向林. 不同放牧强度对人工草地牧草生殖分配及种子重量的影响[J]. 生态学报, 2002, 22(8): 1362–1366. [Bao Guozhang, Tang Chunli, Li Xianglin. Effects of stocking intensity on grass reproductive allocation and grain weight on the artificial grassland[J]. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(8): 1362–1366.]

[19] Guo H, Mazer S J, Du G Z. Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): Effects of elevation, plant size and seed number per fruit[J]. Journal of Ecology, 2010, 98: 1232–1242.

[20] Ma Y M, Cha Y P, Tong Z L, et al. The nonlinear change in pollinator assemblages and self-mating syndromes of *Primula atrodentata* along elevation gradients[J]. Journal of Plant Ecology, 2023, 16(3): rtac109.

[21] 胡可, 严光荣, 唐安军. 非生物因子对东方香蒲种群有性更新的影响[J]. 生态学杂志, 2022, 41(6): 1121–1127. [Hu Ke, Yan Guangrong,Tang Anjun. Effects of multiple abiotic factors on sexual recruitment of *Typha orientalis* population in the riparian zone of Three Gorges Reservoir[J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41 (6): 1121–1127.]

[22] 杨娜, 赵和平, 葛风伟, 等. 2种独行菜萌发对低温胁迫的生理响应[J]. 干旱区研究, 2015, 32(4): 760–765. [Yang Na, Zhao Heping, Ge Fengwei, et al. Physiological response of two *Lepidium* species to low temperature stress during seed germination[J]. Arid Zone Research, 2015, 32(4): 760–765.]

[23] 卡吾沙尔·库都斯, 刘会良, 张岚, 等. 尖喙牻牛儿苗春/秋萌植株及子代种子的生理生化特性[J]. 干旱区研究, 2022, 39(5): 1473–1485. [Kawushaer Kudushi, Liu Huiliang, Zhang Lan, et al. Physiological and biochemical characteristics of *Erodium oxyr-*

rhynchum spring/autumn- germinated plants and seeds[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(5): 1473−1485.]

[24] 杨慧, 张泽, 张兰, 等. 柠条种子萌发对不同温度和土壤含水量的响应[J]. 干旱区研究, 2022, 39(6): 1875−1884. [Zhang Hui, Zhang Ze, Zhang Lan, et al. Responses of seed germination of *Caragana korshinskii* to different temperatures and soil water content[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(6): 1875−1884.]

[25] Imbrt E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2002, 5: 13−36.

[26] 李阳, 亓雯雯, 李绍阳, 等. 苜蓿种子萌发和幼苗生长对温度、光照和埋深的响应[J]. 生态学杂志, 2021, 40(2): 332−339. [Li Yang, Qi Wenwen, Li Shaoyang, et al. Seed germination and seedling growth of *Medicago sativa* in response to the variations of temperature, light, and burial depth[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(2): 332−339.]

[27] Mondoni A, Rossi G, Orsenigo S, et al. Climate warming could shift the timing of seed germination in alpine plants[J]. Annals of Botany, 2012, 110: 155−164.

[28] Fernindez-Pascual E, Jimenez-Alfaro B, Caujape-Castells J, et al. A local dormancy cline is related to the seed maturation environment, population genetic composition and climate[J]. Annals of Botany, 2015, 112(5): 937−945.

[29] 谢丰璞, 王楠, 高静, 等. 旱、盐胁迫对不同海拔、生长年限与贮藏条件的药用大黄种子萌发特性的影响[J]. 生态学杂志, 2023, 42(1): 18−28. [Xie Fengpu, Wang Nan, Gao Jing, et al. Effects of drought and salt stresses on seed germination of *Rheum officinale* Baill. at different elevations, growth years and storage periods[J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 42(1): 18−28.]

[30] Cotado A, Garcia M B, Munné-Bosch S. Physiological seed dormancy increases at high altitude in *Pyrenean saxifrage* (*Saxifraga longifolia* Lapeyr.)[J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 171: 103929.

[31] 许静, 杜国祯, 李文龙, 等. 温度和海拔对高寒草甸植物种子萌发进化特性的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2013, 49(3): 377−383. [Xu Jing, Du Guozhen, Li Wenlong, et al. Effects of temperature and altitude on the evolutional characteristicsof seed germination in an alpine meadow[J]. Journal of Lanzhou University (Natural Sciences), 2013, 49(3): 377−383.]

[32] 赵迪, 卜海燕, 王素玉, 等. 不同海拔露蕊乌头种子内源激素和萌发随储藏条件和时间的变化[J]. 生态学杂志, 2019, 38(12): 3651−3659. [Zhao Di, Bu Haiyan, Wang Suyu, et al. The effects of storage conditions and time on endogenous hormone contents and seed germination of *Aconitum gymnandrum* from different altitudes [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(12): 3651−3659.]

[33] Xia Q, Maharajah P, Cueff G, et al. Integrating proteomics and enzymatic profiling to decipher seed metabolism affected by temperature in seed dormancy and germination[J]. Plant Science, 2018, 269(21): 118−125.

[34] 李欣勇, 黄迎, 罗小燕, 等. 球穗扁莎种子的休眠与萌发特性[J]. 生态学杂志, 2020, 39(12): 4015−4021. [Li Xinyong, Huang Ying, Luo Xiaoyan, et al. Seed dormancy and germination characteristics of *Pycreus globusus*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(12): 4015−4021.]

[35] Nurulla M, Baskin C C, Lu J J, et al. Intermediate morphophysiological dormancy allows for life-cycle diversity in the annual weed, *Turgenia latifolia* (Apiaceae) [J]. Australian Journal of Botany, 2015, 62: 630−637.

[36] 艾沙江·阿不都沙拉木, 迪丽娜尔·阿布拉, 张凯, 等. 喀什霸王的结实和种子萌发特性[J]. 植物生态学报, 2019, 43(5): 437−446. [Aysajan Abdusalam, Dilnar Abula, Zhang Kai, et al. Fruit set and seed germination traits of *Zygophyllum kaschgaricum*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(5): 437−446.]

[37] Moreno C, Seal C, Papenbrock J. Seed priming improves germination in saline conditions for *Chenopodium quinoa* and *Amaranthus caudatus*[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2018, 204: 40−48.

[38] Sheikh Abol-hasani F, Roshandel P. Induced changes by NaCl Seed priming in *Dracocephalum moldavica* plants upon salinity[J] Journal of Horticulture and Postharvest Research, 2020, 3: 29−42.

Seed germination and dormancy traits of fruit heteromorphism species *Lycium ruthenicum* in an elevational heterogeneity environment

Reyilamu MAIMAITUERXUN[1], Halibunuer[1], Aysajan ABDUSALAM[1,2]

(1. The College of Life and Geographic Sciences, Kashi University, Kashi 844000, Xinjiang, China;

2. Key Laboratory of Biological Resources and Ecology of Pamirs Plateau in Xinjiang, Kashi 844000, Xinjiang, China)

Abstract: A national second-class protected food and medicinal plant, *Lycium ruthenicum* grows in Northwest China's arid, arid-land climate. At various elevation populations in southern Xinjiang, China, this species produces flat and spherical fruit individuals and noticeably varied heteromorphic fruit individuals. We studied seed sets and their quality, seed germination and dormancy, and drought stress responses of both types of fruits from different elevation populations in laboratory settings, as well as the adaptive strategies of this species in different climate weather populations at southern Xinjiang to better understand how the heteromorphic fruit of this species adapted to its different climate desert habitat. Flat fruits had a larger seed set than globular fruits. Moreover, the seed set was reduced for both types of fruits with the increasing elevation, while seed quality improved for the same as elevation increased. The ability of seeds to absorb water is greater in low-elevation populations than in high-elevation populations, and the ability of seeds in flat fruit to absorb water is greater than that of globular fruit. The major elements that were employed to disrupt *L. ruthenicum* seed dormancy and increase seed germination were high temperature (20−30 °C), low concentration (0.1 $mmol \cdot L^{-1}$ of GA_3), and dark mode circumstances. The drought resistance of globular fruit seeds in low-elevation populations was greater than that of high-elevation populations, and they were 30% more susceptible to drought stress.

Keywords: *Lycium ruthenicum*; heteromorphic fruit; seed dormancy; bet-hedgeing; adaptive strategy; elevation